

Schlaf-Lethargie bei dem afrikanischen Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885¹

Von E. KULZER und R. STORF

*Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiology, Abteilung Physiologische Ökologie
der Universität Tübingen*

Eingang des Ms. 14.3.1979

Abstract

*Sleep-lethargy in the African long-tongued fruit bat *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885*

The thermoregulatory response in one of the smallest species of Megachiroptera, the long-tongued fruit bat *Megaloglossus woermanni* was studied.

At ambient temperatures (T_a) 20–35°C, body temperatures (T_b) and the rate of oxygen consumption in two adult female fruit bats (body mass 9–14 g) from Makokou (Gabon) were measured. In relation to T_a these fruit bats show two patterns of temperature control: they either regulate both functions on a relatively high level (T_b above 34°C; metabolic rate at T_a 31°C = $1.6 \text{ mlO}_2(\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$; oxygen consumption increased twice at T_a 25°C) – or lower their body temperatures and enter a lethargic sleep (lowest T_b 26,2° at T_a 23°C; metabolic rate reduced to $1/2$ the lowest value at T_a 31°C). During arousal (spontaneously or induced) metabolic rate increased to the fourfold of the lowest value at T_a 31°C and T_b increased to a level above 34°C. The facultative lethargy saves about $3/4$ of the energy demand of a normothermic state at T_a 20–27°C. A correlation between the lethargy, the small body size and the highly specialized nutrition (nectar feeder) is assumed. The hypothesis of a rigid homeothermy in the fruit bats is true only in the relatively large Megachiroptera.

Einleitung

Der größte Teil der Untersuchungen über die Temperaturregulation der Chiropteren beschränkt sich auf die Unterordnung Microchiroptera (Zusammenfassungen bei HENSHAW 1970; LYMAN 1970). Trotzdem ist es auch hier noch nicht gelungen, eine eindeutige Gruppierung nach den thermoregulatorischen Eigenheiten der Fledermäuse durchzuführen. Als viel einheitlicher in dieser Hinsicht erwies sich bisher die Unterordnung der Megachiroptera: Ihre großen und mittelgroßen Formen zeigten stets ausgeprägte homoiotherme Reaktionsweisen (BARTHOLOMEW et al. 1964, 1970; KULZER 1963a, b, 1965, 1979; MORRISON 1959; NOLL 1979). Alle entsprechenden Versuche an den kleineren Vertretern der Flughunde scheiterten bislang an der Unmöglichkeit, sie auch nur für kurze Zeit unter Laborbedingungen zu halten. Erstmals konnten BATHOLOMEW et al. (1970) während einer einwöchigen Versuchszeit in Neu Guinea bei den zwei Arten *Nyctimene albiventer* und *Paranyctimene raptor* (Gewicht 20–30 g) auch ein heterothermes Verhalten feststellen. Eine ähnliche Reaktion wird auch bei Flughunden der Gattungen *Macroglossus* und *Syconycteris* erwartet. Die Untersuchung des afrikanischen „Kleinstflughundes“ *Megaloglossus woermanni* war danach von ganz besonderem Interesse. Mit einem Gewicht von nur 9–14 g entspricht er in der Größe der europäischen Zwergfledermaus. Es ist uns gelungen, zwei dieser winzigen Flughunde 14 Tage in gutem Zustand im Labor zu halten und dabei eine Reihe von Temperatur-

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.



Abb. 1. *Megaloglossus woermanni* (afrikanischer Langzungenflughund)

und Stoffwechselfmessungen durchzuführen. Sie sollen Anhaltspunkte für weitere physiologische Untersuchungen sein.

Material und Methoden

Fünf Langzungenflughunde (*Megaloglossus woermanni*) wurden im September 1978 in dem Regenwaldgebiet von Makokou (Gabun) mit Netzen gefangen. Zwei ♀♀ konnten lebend nach Tübingen gebracht werden. Es gelang, die Tiere in einem Käfig (60 × 50 × 50 cm) in guter Kondition zu halten. Zu Beginn der Versuche betrug ihr Körpergewicht 11,4 und 13,4 g. Als Futter erhielten sie Honig- oder Zuckerwasser (entweder mit einer Pipette oder aus einer Vogeltrinkröhre). Fein geschabter Bananenbrei wurde ebenfalls gerne aufgeleckt, das Fasermaterial aber stets wieder ausgespuckt. Die Raumtemperatur betrug $28 \pm 2^\circ\text{C}$, die relative Feuchte 70–90% (LD 12:12).

Die Körpertemperatur wurde mit Thermistoren (Ahlborn 4448, Genauigkeit $0,1^\circ\text{C}$, geeicht gegen Standardthermometer) gemessen. Der Meßfühler wurde dazu in der Nackenfurche zwischen den Schulterblättern (Herznähe) leicht auf die Haut gedrückt. Um die Tiere zu schonen, wurde auf Messungen im Streßbereich ganz verzichtet. Die überwiegende Zahl der Messungen erfolgte bei 28°C . Die Flughunde wurden täglich gewogen.

Die Messung des O_2 -Verbrauches erfolgte nur tagsüber (Ruhephase) in einem offenen System (Beckman Oxygen Analyzer G 2, Meßbereich 19–21%). Dazu wurde die Atmungsluft mit einer Membranpumpe durch das Tiergefäß (Plexiglas, 15 × 5,5 × 7 cm) mit konstantem Durchfluß (15 l/h) gesaugt. Der Luftstrom wurde mit einem Rotameter gemessen. Das Versuchstier konnte sich an ein horizontal angebrachtes Drahtgitter hängen (normale Schlafposition). Der O_2 -Verbrauch wurde jeweils als Mittelwert über einen Zeitraum von 1–4 Stunden in jedem Temperaturbereich errechnet. Auf Messungen in der Anfangsphase (30 min) wurde verzichtet. Danach waren die Flughunde in der Regel ruhig oder schliefen. Alle ermittelten Gasvolumina entsprechen den Standardbedingungen (STPD). Das Tiergefäß stand während des Versuches in einem Thermostaten; der Wasserdampfgehalt der Atmungsluft betrug 40–60%. Durch eine Scheibe konnte das Tier jederzeit beobachtet werden.

Ergebnisse

Körpertemperaturen: Die zu unterschiedlichen Tageszeiten und bei Umgebungstemperaturen zwischen 20–35°C gemessenen Körpertemperaturen verteilen sich auf zwei Bereiche: Die Mehrzahl der Werte liegt oberhalb von 34°C. Aus 12 Messungen zwischen 17–21 Uhr ergibt sich ein Mittel von 36,2°C und aus 10 Messungen zwischen 6.30–9.30 Uhr ein Mittel von 35,8°C. Die Extremwerte betragen 34,2 und 38,5°C. Bei 11 weiteren Messungen liegen

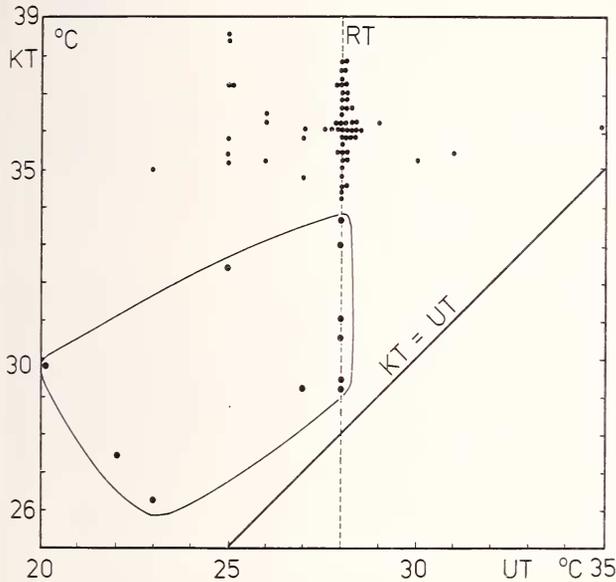


Abb. 2. Die Beziehung der Körpertemperatur (KT) zur Umgebungstemperatur (UT). Die Werte geben Einzelmessungen zu verschiedenen Tageszeiten wieder (Abstand zwischen zwei Messungen mindestens 90 Minuten). Die meisten Messungen erfolgten im Haltungskäfig bei Raumtemperatur (RT) 28°C. Alle Punkte unter 34°C werden als Lethargiewerte betrachtet

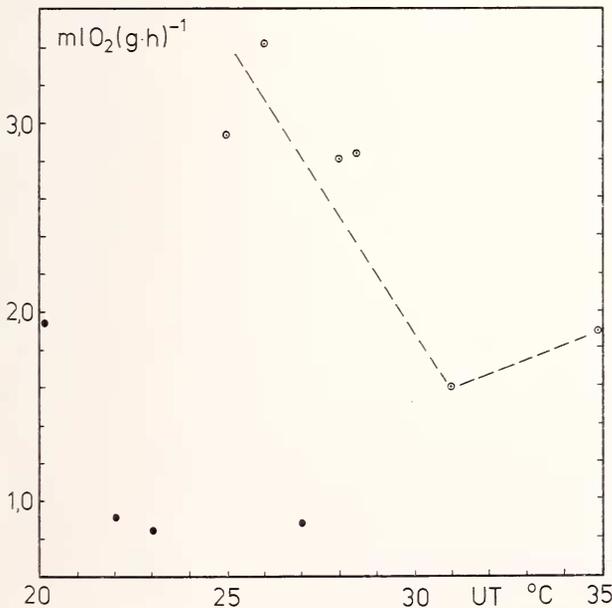


Abb. 3. Die Beziehung O_2 -Verbrauch ($mlO_2(g \cdot h)^{-1}$) zur Umgebungstemperatur. Nur Aufzeichnungen bei völliger körperlicher Ruhe wurden verwendet. Offene Kreise: 6 Versuche im normothermen Zustand; die gestrichelte Linie entspricht annähernd dem Stoffwechselanstieg. Geschlossene Kreise: 3 Versuche mit Lethargie-Stoffwechsel

O₂-Verbrauch im Lethargiezustand und im normothermen Zustand

Umgebungstemperatur °C	Versuchsdauer Std.	Mittelwert des O ₂ -Verbrauches ml O ₂ (g · h) ⁻¹	
22,5	2	0,91	(lethargisch)
23,5	1	0,83	(lethargisch)
27,0	1	0,88	(lethargisch)
26,0	2,5	3,42	(normotherm)
25,0	2	2,94	(normotherm)
28,0	2,5	2,88	(normotherm)

alle Werte unter 34 °C. In all diesen Fällen sind die Bewegungen der Flughunde verlangsamt (z. B. Putzverhalten). Bei 23 °C Umgebungstemperatur kann die Körpertemperatur bis 26,2 °C absinken. Die Differenz gegenüber der Ausgangstemperatur beträgt damit etwa 10 °C. Es besteht kein Zweifel, daß die kleinen Flughunde über die Fähigkeit zur fakultativen Schlaf-Lethargie verfügen. Die Messung der Körpertemperatur mit dem Fühler (= mechanischer Reiz) ist stets ein Signal zur Wiedererwärmung; die Wärmeproduktion wird dazu erheblich gesteigert. Die Körpertemperatur steigt mit einer Geschwindigkeit von 0,4 °C/min.

Sauerstoff-Verbrauch: Der niedrigste O₂-Verbrauch beträgt bei den normothermen Flughunden 1,6 ml (g · h)⁻¹ (Umgebungstemperatur 31 °C). Dies sind 81% des gewichtsspezifischen Erwartungswertes (ml O₂ (g · h)⁻¹ = 3,8 W^{-0,27} nach MORRISON et al. 1959). Alle Messungen unter 31 °C zeigen die inverse Beziehung zur Umgebungstemperatur (Verdoppelung des niedrigsten Wertes bei 25 °C). Auch unter Hitzebedingungen (35 °C) steigt der O₂-Verbrauch an; so daß die thermische Neutralzone in dem Bereich um 31 °C liegen dürfte. Während der Hitzebelastung halten die Flughunde ihre Flügel gespreizt und exponieren da-

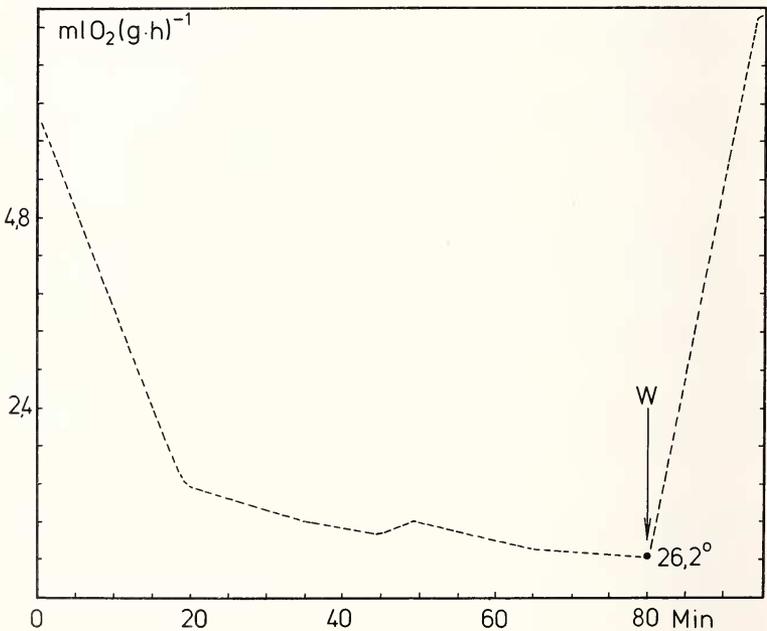


Abb. 4. Beispiel für die Stoffwechselreduktion beim Übergang in die Schlaf-Lethargie (UT 23,5 °C). Bei W wurde das Tier durch einen Tastreiz geweckt; der Anstieg des Stoffwechsels während der Wiedererwärmung wurde aufgezeichnet. (Nach Originalkurve)

durch ihren Körper der umgebenden Luft. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen (bis 20°C) werden die Flügel eng an den Körper angelegt und auch der Kopf darunter verborgen.

In 3 Versuchen konnte der Stoffwechsellrückgang, das stark erniedrigte Niveau während der Lethargie und anschließend der Wiederanstieg beim Erwachen aufgezeichnet werden. Das Erwachen erfolgte entweder spontan oder nach einem Weckreiz. In der Tabelle sind die tiefsten Mittelwerte des Stoffwechsels (3 Versuche) den normalen Ruhestoffwechselwerten von normothermen Flughunden gegenübergestellt. Danach beträgt der O₂-Verbrauch während der Schlaf-Lethargie nur $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ des Ruhestoffwechsels (in annähernd gleichen Bereichen der Umgebungstemperatur).

Beim Übergang in die Schlaf-Lethargie kann die Stoffwechselsenkung schon innerhalb einer Stunde erfolgen, entweder in einem Zug oder erst nach wiederholten gegenläufigen Stoffwechselsteigerungen. Während des Erwachens steigt der O₂-Verbrauch nahezu auf das 4fache des niedrigsten Ruhewertes eines normothermen Flughundes (bei 31°C). Auch die Stoffwechselversuche zeigen ein doppeltes thermoregulatorisches Muster und die Fähigkeit zur fakultativen Lethargie.

Diskussion

Die Megachiropteren gelten – von zwei Ausnahmen abgesehen – als die Homiothermen unter den Chiropteren mit hochentwickelten Einrichtungen für die Temperaturregulation. Neben einem ausgeprägten thermoregulatorischen Verhalten verfügen sie über alle physiologischen Mechanismen der Thermogenese, der Kontrolle des peripheren Kreislaufs sowie der Verdunstungskühlung. Die beiden Ausnahmen sind die in den Regenwäldern Neu Guineas verbreiteten kleinen Arten *Nyctimene albigenter* und *Paranyctimene raptor* mit weniger als 30 g Gewicht (BARTHOLOMEW et al. 1970). Beide reagieren auf eine Umgebungstemperatur von 25°C mit einer Senkung der Körpertemperatur und werden dann lethargisch. Sie sind in der Lage daraus wieder zu erwachen und ihren normothermen Zustand durch erhöhte Thermogenese wieder herzustellen. BARTHOLOMEW et al. (1970) bringen die heterothermen Eigenschaften in Beziehung zu der geringen Körpergröße dieser Flughunde. Unter diesem Aspekt ist die Unterfamilie der Langzungenflughunde (Macroglossinae) von besonderem Interesse: Zu ihr gehören die „Zwerge“ unter den Megachiropteren (und auch die Nektarsauger) mit einem Gewicht von weniger als 14 g; 5 ihrer Gattungen leben in den orientalischen und australischen Tropen und nur eine in den afrikanischen Regenwäldern von Liberia bis zum Kongo (BROSSET 1966a, b; ROSEVEAR 1965).

Die Untersuchungen an dem afrikanischen Langzungenflughund zeigten, daß neben dem normothermen Zustand noch eine zweite Art der Temperaturregulation vorliegt, die unter bestimmten Bedingungen in eine Schlaf-Lethargie mit erniedrigter Körpertemperatur führt. Der O₂-Verbrauch sinkt dabei bis auf die Hälfte des niedrigsten Wertes, der im normothermen Zustand bei 31°C gemessen wurde, ab. Berücksichtigt man die Steigerung des O₂-Verbrauches eines normothermen Tieres bei 25–26°C, so beträgt der Lethargiestoffwechsel nur $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$. Die kleinen Flughunde verfügen aber auch – wie viele der Microchiropteren – über die Mechanismen zur Steigerung der Thermogenese. Sie bringen dadurch ihren Stoffwechsel und ihre Körpertemperatur schon in relativ kurzer Zeit wieder in den normothermen Bereich. Auch wenn die tatsächliche ökologische Bedeutung der Schlaf-Lethargie aus den Laborversuchen nicht ermittelt werden kann, so liegt doch eine Sparmaßnahme im Energiehaushalt vor, die im Falle einer Energiekrise eingesetzt werden kann. Eine parallele Entwicklung zu den nektarsaugenden Kolibris ist hier denkbar, mit dem Unterschied, daß bei den Flughunden die Lethargie tagsüber erfolgt. Die energetisch kostspielige Normothermie (mit ständig hoher Körpertemperatur) würde dadurch vorübergehend aufgehoben.

Die Tatsache, daß auch die kleinsten afrikanischen Flughunde die Fähigkeit zur Schlaf-Lethargie besitzen, weist auch hier auf die Beziehung zwischen der geringen Körpergröße und der Heterothermie hin. Vielleicht ist es ein Ausweg aus dem Dilemma der geringen Kör-

pergröße und der Unmöglichkeit der Nahrungsspeicherung (McNAB 1969). Die besondere Ernährungsweise von *Megaloglossus* (EISENTRAUT 1944, 1956, 1963) macht eine Energiespeicherung in Form von Körperfett nur in geringem Umfang möglich, so daß mit der fakultativen Schlaf-Lethargie ein Weg gefunden wurde, der das Überleben in kritischen Ernährungssituationen wenigstens für einige Tage ermöglicht.

Danksagung

Für den Fang der wertvollen Tiere und den mühsamen Transport danken wir Herrn Prof. Dr. W. HARDER, Institut für Biologie III der Universität Tübingen. Für unersetzliche Hilfe danken wir den Mitarbeitern im Laboratoire Intertropicale du C.N.R.S., Makokou, Rep. Gabonaise.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die thermoregulatorischen Fähigkeiten bei einer der kleinsten Arten der Megachiroptera, dem afrikanischen Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni*.

Dazu wurden an zwei adulten ♀♀ (Gewicht 9–14 g) aus Makokou (Gabun) 14 Tage lang Körpertemperaturen (Thermistor) und Stoffwechselraten (Beckman Oxygen Analyzer G 2) in Beziehung zur Umgebungstemperatur gemessen. Die kleinen Flughunde zeigten zwei Muster der Temperaturkontrolle: Sie regulierten entweder beide Funktionen auf einem hohen Niveau (Körpertemperatur über 34°C; niedrigster O₂-Verbrauch bei 31°C Umgebungstemperatur = 1,6 mlO₂ (g · h)⁻¹ und Verdoppelung des O₂-Verbrauches bei 25°C Umgebungstemperatur) – oder reagierten mit einer Absenkung und Übergang in einen lethargischen Schlaf (minimale Körpertemperatur 26,2°C bei 23°C Umgebungstemperatur; O₂-Verbrauch während der Lethargie etwa 1/2 des niedrigsten Verbrauches bei 31°C). Während des Wiedererwachens (spontan oder nach Weckreiz) steigt der Stoffwechsel auf den vierfachen Wert des minimalen O₂-Verbrauches bei 31°C an und die Körpertemperatur erreicht wieder den Normalwert. Die Schlaf-Lethargie von *Megaloglossus* steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der geringen Körpergröße und der spezialisierten Ernährungsweise (Nektarsauger).

Literatur

- AYENSU, S. E. (1974): Plant and Bat Interactions in West Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **61**, 702–727.
- BARTHOLOMEW, G. A.; LEITNER, P.; NELSON, J. E. (1964): Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes. *Physiol. Zool.* **37**, 179–198.
- BARTHOLOMEW, G. A.; DAWSON, W. R.; LASIEWSKI, R. C. (1970): Thermoregulation and Heterothermy in Some of the Smaller Flying Foxes (Megachiroptera) of New Guinea. *Z. vergl. Physiol.* **70**, 196–209.
- BROSSET, A. (1966a): Les Chiroptères du Haut – Ivindo (Gabon). *Biologia Gabonica* **2**, 47–86.
- (1966b): La Biologie des Chiroptères. Paris: Masson.
- COE, M. (1975): Mammalian Ecological studies on Mount Nimba, Liberia. *Mammalia* **39**, 523–588.
- EISENTRAUT, M. (1944): Biologie der Flederhunde (Megachiroptera). *Biol. generalis* (Wien) **18**, 327–435.
- (1956): Der Langzungenflughund, *Megaloglossus woermanni*, ein Blütenbesucher. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **45**, 107–112.
- (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
- HENSHAW, R. E. (1970): Thermoregulation in Bats. In: *About Bats – A Chiropteran Biology Symposium*. Ed. by SLAUGHTER, B. H., WALTON, D. W. Dallas: Southern Methodist University Press.
- KULZER, E. (1963a): Temperaturregulation bei Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 595–618.
- (1963b): Die Regelung der Körpertemperatur beim Indischen Riesenflughund. *Natur u. Museum* **93**, 1–11.
- (1965): Temperaturregulation bei Fledermäusen (Chiroptera) aus verschiedenen Klimazonen. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 1–34.
- (1979): Physiological Ecology and Geographical Range in the Fruit-Eating Cave Bat Genus *Rousettus* Gray, 1821 – A. Review. *Bonner Zool. Beitr.* (im Druck).
- LYMAN, C. P. (1970): Thermoregulation and Metabolism in Bats. In: *Biology of Bats*. I. Ed. by WIM-SATT, W. A. New York–London: Academic Press.
- McNAB, B. K. (1969): The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* **31**, 227–268.
- MORRISON, P. (1959): Body temperature in some Australian Mammals. I. Chiroptera. *Biol. Bull.* **116**, 484–497.

- MORRISON, P.; RYSER, F. A.; DAWE, A. R. (1959): Studies on the physiology of the masked shrew, *Sorex cinereus*. *Physiol. Zool.* **32**, 256–271.
- NOLL, U. G. (1979): Body temperature, oxygen consumption, noradrenaline response and cardiovascular adaptations in the flying fox *Rousettus aegyptiacus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **63 A**, 79–88.
- (1979b): Postnatal growth and development of thermogenesis in *Rousettus aegyptiacus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **63 A**, 89–93.
- ROSEYEAR, D. R. (1965): *The Bats of West Africa*. London: Nat. Hist. Mus.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. ERWIN KULZER und RAINER STORF, Institut für Biologie III, Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Zur Kenntnis der Haftorgane von *Eudiscopus denticulus* (Osgood, 1932) (Mammalia, Microchiroptera, Vespertilionidae)

Von H. SCHLIEMANN und CHARLOTTE REHN

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 10. 5. 1979

Abstract

*On the functional organization of the pads on thumb and foot of *Eudiscopus denticulus* (Osgood, 1932) (Mammalia, Microchiroptera, Vespertilionidae)*

Studied the anatomy of the pads on thumb and foot of *Eudiscopus denticulus* in order to find out whether these structures work as adhesive organs as was presumed by several authors.

This study is based on one of the two alcoholic specimens available. The outer form of the pads is described after stereomicroscopic examination. One pad of each the thumb and the sole have been embedded in celloidin, sectioned serially at 25 μm in a plane perpendicular to the metatarsal bones and stained mainly by Pasini's trichrome technique.

The surface of the disc-like pad of the sole is concave that of the thumb convex, the ventral epithelium of both being much thicker than that along the surrounding parts of the foot and the thumb respectively. The pads mainly consist of adipose tissue and connective tissue. Skin glands do not open to the ventral surfaces. In the pad of the sole a connective tissue layer underneath the ventral epithelium is connected with the metatarsal bones by strong bundles of collagenous fibers. It is evident that dorsal movement of the metatarsals results in a dorsally directed movement of the epithelium in the center of the pad, so causing the adhesion if in contact with a substratum.

This analysis verifies that the pad under the foot of *Eudiscopus* is an adhesive organ and that its functional mode is suctorial. There is no evidence that the pad of the thumb as well serves as an adhesive organ, it rather is of functional importance as a cushion of compression elasticity also seen in other microchiropterans.

Einleitung

Eudiscopus denticulus ist der Fachwelt aufgrund von nur acht Exemplaren bekannt geworden.

Während der „William V. Kelley-Roosevelt's Asiatic Expedition“ des Field Museums in Chicago von 1928–1929 wurden sechs dieser Microchiropteren bei Phong Saly im nördlichsten Laos gefangen. Diese Tiere liegen der Beschreibung von OSGOOD (1932) zugrunde; das Typus-Exemplar ist ein adultes Weibchen, das von RUSSEL W. HENDEE am 3. Mai 1929 gesammelt wurde. OSGOOD stellte die Tiere in eine eigene Gattung und beschrieb sie als *Disco-*

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4501-0029 \$ 2.50/0

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 29–39

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7